ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 42, 5, 2008

УДК 578.895.122.1

ФАУНА МОНОГЕНЕЙ (MONOGENEA, PLATYHELMINTHES) ПЕСКАРЕЙ (GOBIONINAE, CYPRINIDAE). 1. СОСТАВ, СТРУКТУРА И ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ

© П. И. Герасев

Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034
E-mail: gerasev_vermes@zin.ru

Поступила 01.03.2007

Моногенеи, в основном паразитирующие на рыбах, с простым и коротким жизненным циклом, узкой и строгой специфичностью могут являться модельными объектами для анализа, способствующего более отчетливому пониманию систематики и филогении их хозяев — рыб. Моногенеи пескарей, большинство из которых обитает на Дальнем Востоке России и в Китае, давно активно изучаются в этом отношении. Настоящее сообщение посвящено описанию состава и распространению по хозяевам моногеней пескарей мировой фауны. Проведено разделение представителей родов *Dactylogyrus*, *Ancyrocephalus* s. l., *Gyrodactylus* spp. и диплозоид (Diplozoidae), паразитирующих на пескарях, на эволюционные морфологические уровни организации и монофилетичные морфологические группы.

Гусев (1955) впервые обратил внимание на моногеней с пескарей. Он проанализировал их видовой состав (15 дактилогирусов и 2 вида анцироцефалюсов), провел морфологический анализ этих червей для понимания их эволюции, обсудил особенности их встречаемости на рыбах, сравнил эволюцию этих моногеней с филогенезом пескарей, предложенным Таранцом (1938). Гусев, в частности, разделил 6 видов рода *Dactylogyrus* Diesing, 1850 с пескарей-коней (*Hemibarbus*) на 2 морфологические группы. Сравнил дактилогирид с родов *Barbus* и *Hemibarbus*, отказав им в наличии родственных связей, и признал правоту Крыжановского (1947), сближавшего хемибарбусов с пескарями. Основным итогом этого анализа явилось выделение среди Gobioninae 2 эволюционных ветвей, включающих (по мере ветвления): 1) *Gobio*; *Abbottina*; *Saurogobio* и 2) *Squalius*; *Gnathopogon* и *Sarcocheilichthys*.

Герасев и Ермоленко (1993), проанализировав морфологию уже 29 видов дактилогирусов, паразитирующих на 8 родах пескарей, разделили их на 8 морфологических групп и в принципе согласились с подразделением дактилогирусов и пескарей, на которых они паразитируют, на 2 группы.

В то же время ими было указано на паразитирование на пескарях морфологических групп дактилогирусов, перешедших на них с амурских Cultrinae и других рыб. Показано обитание наиболее примитивных, «про-криптомересных» дактилогирусов (исходных для дактилогирид с пескарей и вообще для всех амуро-китайских дактилогирид) на *Saurogobio*. Высказано предположение о двух «волнах» расселения червей с *Saurogobio* на *Gobio* и *Abbottina*. Описано паразитирование на *Sarcocheilichthys* 2 специализированных и 1 «средне»-продвинутой групп дактилогирусов. Высказано предположение о возможности независимого развития 3 групп дактилогирусов, закрепляющихся обхватом, на *Sarcocheilichthys*. Выявлена определенная обособленность среди пескарей родов *Microphysogobio* и *Squalidus*, в связи с наличием на них весьма специализированных и оригинальных групп червей.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ МОНОГЕНЕЙ С ПЕСКАРЕЙ

В данный морфологический анализ включены все известные сейчас моногенеи с пескарей (табл. 1), которые представлены 48 видами рода *Dactylogyrus* (Dactylogyridae); монотипичным родом *Bivaginogyrus*, выделенным из

Таблица 1

Список родов и видов моногеней, паразитирующих на пескарях, с указанием их морфологического уровня организации и морфологической группы

Table 1. Checklist of the monogenean genera and species parasitizing gudgeons, with abbreviations of their levels of morphological organization and morphological groups

Паразиты	Номер морфологической группы	Хозяин и место паразитирования для *Gyrodactylus* spp.
Род *Dactylogyrus* Diesing, 1850		
D. ancyleus Wu et al., 1983	D-I,1	*Saurogobio gymnocheilus*
D. callyciformis Tao et Long, 1983	D-XI	*Sarcocheilihthys parvus*
D. chenijagengi Zhang, 1990 in Zhang et al., 1990	D-XIII	*Gnathopogon* sp.
D. clypeatus Gussev, 1955	D-V	*Squalidus chankaensis*
D. colpodes Wu et al., 1983	D-I,2b	*Gnathopogon taeniellus*
D. coreiusi Ma et al., 1981	D-I,3b	*Goreius guichenoti*
D. cristatus Gussev, 1953	D-II,2	*Gobio cynocephalus*
D. cryptomeres Bychowsky, 1934 f. *amuricus* Gussev, 1985	D-II,1a	*Gobio soldatovi*
D. cryptomeres Bychowsky, 1934 f. *tisae* Gussev, 1985	D-II,2	*Gobio gobio*
D. cryptomeres Bychowsky, 1934 f. *typica* Gussev, 1985	D-II,2	*Gobio gobio*; *G. lepidolaemus*; *Romanogobio albipunnatus*
D. facetus Gussev, 1955	D-VII	*Abbottina rivularis*; *Saurogobio dabryi*
D. finitimus Gussev, 1966	D-II,4	*Gobio gobio*; (?) *Romanogobio albipinnatus*
D. fistuliformis Wu et al., 1983	D-I,1	*Saurogobio gymnocheilus*
D. fluvialis Zhang et Ji, 1981	D-II,5	*Pseudogobio vaillanti*
D. gnathopogonis (Gussev, 1955) Yamaguti, 1963	D-V	*Squalidus chankaensis*; *Microphysogobio amurensis*
D. gobii Gvozdev, 1950	D-II,1a	*Gobio acutipinnatus*
D. gobionoium Gussev, 1955	D-II,3	*Abbottina rivularis*; *Saurogobio dabryi*
D. grandicirrus Gussev, 1955	D-III,1	*Hemibarbus maculatus*
D. guangxiensis Ling et Tao, 1982	D-I,4d	*Saurogobio dabryi*

Таблица 1 (*продолжение*)

Паразиты	Номер морфологической группы	Хозяин и место паразитирования для *Gyrodactylus* spp.
D. guizhouensis Long et Tao, 1982	D-I,4c	*Saurogobio dabryi*
D. hemibarbi Akhmerow, 1952	D-III,2	*Hemibarbus labeo*; *H. maculatus*
D. hemiphysodes Zhang et Ji, 1981	D-I,3a	*Paracanthobrama guichenoti*
D. huhangensis Hu et al., 1986	D-IX	*Sarcocheilichthys nigripinnus*; *S. sinensis*
D. imberbis Wu et al., 1983	D-IV	*Gnathopogon imberbis*
D. laymanianus Gussev, 1955	D-II,1b	*Sarcocheilichthys szerskii*
D. lebedevi Gerasev et Ermolenko, 1993	D-II,2	*Saurogobio dabryi*
D. markewitschi Gussev, 1955	D-II,6	*Saurogobio dabryi*; *Abbottina rivularis*
D. maximus Gussev, 1955	D-VI	*Sarcocheilichthys szerskii*
D. microdontoides Zhang et al., 1990	D-II,3	*Saurogobio dabryi*
D. microtheloides Zhang, 1983*	D-I,4b	*Hemibarbus labeo*
D. navicularis Gussev, 1955	D-IV	*Sarcocheilichthys sinensis*, *S. szerski*, *S. kingsensis*
D. oodeus Wu et al., 1983	D-III,2	*Hemibarbus maculatus*
D. pandus Wu et Wang, 1983	D-XIII	*Gnathopogon imberbis*
D. paracanthobrama Ling in Chen et al., 1973	D-I,4a	*Paracanthobrama guichenoti*
D. parvisarcocheilichthysi Tao et Long, 1983	D-I,1a	*Sarcocheilichthys parvus*
D. pseudogobii Akhmerow, 1952	D-II,3	*Abbottina rivularis*, *Saurogobio dabryi*
D. rarus Gussev, 1955	D-III,1	*Hemibarbus labeo*, *H. maculatus*
D. rostrum Gussev, 1955	D-III,1	*Hemibarbus labeo*, *H. maculatus*
D. salutaris Wu et Wang, 1983	D-VI	*Gnathopogon imberbis*
D. sarcocheilichthydis Wang et al., 1986	D-II,1b	*Sarcocheilichthys sinensis*
D. saurogobii (Wu et al., 1983) Gibson et al., 1996	D-II,1a	*Saurogobio gymnocheilus*
D. securiformis Gussev, 1955	D-III,2	*Hemibarbus labeo*, *H. maculatus*
D. singularis Gussev, 1955	D-X	*Sarcocheilichthys szerskii*
D. sparsus Gussev, 1955	D-VIII	*Microphysogobio amurensis*
D. spirocirrus Gussev, 1955	D-III,2	*Hemibarbus labeo*, *H. maculatus*
D. squameus Gussev, 1955	D-II,7	(?) *Abbottina rivularis*, *Pseudorasbora parva*
D. trullaeformis Gussev, 1955	D-IV	*Gnathopogon strigatus*, (?) *Squalidus chankaensis*
D. zachvatkini Gussev, 1955	D-V	*Squalidus chankaensis*
Род *Bivaginogyrus* Gussev et Gerasev, 1986		
Bivaginogyrus obscurus (Gussev, 1955) Gussev et Gerasev, 1986	B-I = D-XII	*Pseudorasbora parva*
Род *Ancyrocephalus* s. l.		
A. assimilis Gussev, 1955	A-II, 2	*Sarcocheilichthys szerskii*, *S. nigripinnis*
A. boyangensis Wu et al., 1989	A-II, 4	*Squalidus argentatus*
A. duplus Yao et Wang, 1997	A-I, 2	*Hemibarbus maculatus*
A. hagchowensis Wu, 1963	A-II,2	*Sacrocheilichthys sinensis*
A. hemibarbi Akhmerow, 1952	A-I,1	*Hemibarbus labeo*, *H. maculatus*
A. hoffmani Gussev, 1985	A-II,3	*Squalidus chankaensis*
A. jiangxinensis Wu et al., 1989	A-II,4	*Squalidus argentatus*

Таблица 1 (*продолжение*)

Паразиты	Номер морфологической группы	Хозяин и место паразитирования для *Gyrodactylus* spp.
Ancyrocephalus kamegaii Gussev, 1985	A-II,3	*Squalius chankaensis*
A. ogawai Gussev, 1985	A-II,3	*Squalidus chankaensis*
A. macrobusrarioides Li et Zhang, 1988	A-I,3	*Hemibarbus macracanthus*
A. pavlovskyi Gussev, 1955	A-I,3	*Hemibarbus labeo*, *H. maculatus*
A. polymorphus Gussev, 1955	A-II,3	*Squalidus chankaensis*
A. pseudorasborae Akhmerow, 1952	A-II,5	*Pseudorasbora parva*
A. qiantangensis Wu et al., 1989	A-I,3	*Hemibarbus maculatus*
A. scorpioidalis Zhang et Ji, 1979	A-II,1	*Paracanthobrama guichenoti*
A. skrjabini Gussev, 1955	A-I,1	*Hemibarbus labeo*
A. subaequalis Akhmerow, 1952	A-I,3	*Hemibarbus labeo*, *H. maculatus*, (?) *Abbottina* sp.
A. tonrenensis Yao et Wang, 1997	A-I,2	*Hemibarbus labeo*
Род *Gyrodactylus* Nordmann, 1832		
G. gobiensis Glaser, 1974	G-II,1	Плавники, тело, жабры и т. д. *Gobio gobio*
G. gobii Shulman, 1953	G-II,1	То же
G. gobioninum Gussev, 1955	G-II,2	Плавники *Abbottina rivularis*
G. gnathopogonis Ergens et Gussev, 1975	G-III,1	Плавники *Squalidus chankaensis*
G. katharineri Malmberg, 1964	G-I	*Gobio gobio* и еще много видов карповых рыб
G. markakulensis Gvosdev, 1950	G-III,2	Везде у *Gobio acutipinnatus*, *G. carpathicus*, *G. gobio*, *G. lepidolaemus*, *Romanogobio albipinnatus*, *R. tenuicorpus*
Сем. Diplozoidae Palombi, 1949		
Paradiplozoon homoion gracile (Reichenbach-Klinke, 1961)	P-I,2	*Gobio gobio* и десятки видов рыб
P. homoion homoion (Bychowsky et Nagibina, 1959)	P-I,1	Десятки видов рыб и *Gobio gobio*
P. zeller (Gyntovt, 1967)	P-I,1	Много видов рыб, в том числе и *Gobio gobio*
Sindiplozoon strelkowi (Nagibina, 1965)	P-II	*Ctenopharyngodon idella*, *Hemibarbus labeo*

Примечание. Знаком «?» отмечены хозяева, нахождение на которых данных видов моногеней, по нашему мнению и мнению Гусева (1985), сомнительно. * — Гусев (1985) и вслед за ним Гибсон и др. (Gibson et al., 1995) считают этот вид младшим синонимом *D. guizhouensis* Long et Tao, 1982, однако морфология копулятивного органа и срединных крючьев указывают на самостоятельность этих двух видов.

тех же дактилогирусов; 18 видами рода *Ancyrocephalus* s. l. (Ancyrocephalidae); 6 *Gyrodactylus* spp. (Gyrodactylidae) и 4 представителями сем. Diplozoidae Palombi, 1949.[1]

---

[1] Большинство рисунков видов моногеней, рассмотренных в данной публикации, приведены в «Определителе...» (Гусев, 1985), который в этом отношении является наиболее качественно проиллюстрированным изданием. Учитывая это, а также необходимость иллюстрации 78 видов, мы посчитали нецелесообразным дублировать рисунки из «Определителя...» в данной конкретной публикации.

Таблица 2

Роды и виды пескарей, зараженные моногенеями,
и встречаемость на них родов и видов моногеней
(с указанием морфологического уровня организации морфологической группы паразитов)

Table 2. Lists of monogenean parasites for each host species of gudgeon,
with abbreviations of levels of morphological organization and morphological groups of parasites

№	Роды и виды пескарей и их моногенеи	Номер уровня и морфологической группы червей	Число видов червей разных родов и число морфологических групп червей на роде хозяина
I	Род *Abbottina*		
1	*Abbottina rivularis*		
	Dactylogyrus facetus Gussev, 1955	D-VII	D = 5;* G = 1; A = 1 D-II,3,6; ?VII; ?A-I,3 G-II,3
	D. gobionoium Gussev, 1955	D-II,3	
	D. markewitschi Gussev, 1955	D-II,6	
	D. pseudogobii Akhmerow, 1952	D-II,3	
	(?) *D. squameus* Gussev, 1955	D-II,7	
	Gyrodactylus gobioninum Gussev 1955	G-II,3	
2	*Abbottina* sp.		
	(?) *A.* (s. l.) *subaequalis* Akhmerow, 1952	A-I,3	
II	Род *Coreius*		
3	*Coreius guiehenoti*		D = 1; D-I,3b
	D. coreiusi Ma et al., 1981	D-I,3b	
III	Род *Gnathopogon*		
4	*Gnathopogon imberbis*		D = 5; D-I,2b; IV, VI, XIII
	Dactylogyrus imberbis Wu et al., 1983	D-IV	
	D. salutaris Wu et Wang, 1983	D-VI	
5	*G.* sp.		
	D. chenijagengi Zhang, 1990 in Zhang et al., 1990	D-XIII	
6	*G. strigatus*		
	D. trullaeformis Gussev, 1955	D-IV	
7	*G. taeniellus*		
	D. colpodes Wu et al., 1983	D-I,2b	
IV	Род *Gobio*		
8	*Gobio acutipinnatus*		D = 6; G = 4; P = 3; D-II,1a,2,4; G-I;II,1; III,2; P-I,1,2
	Dactylogyrus gobii Gvozdev, 1950	D-II,1a	
	Gyrodactylus markakulensis Gvosdev, 1950	G-III,2	
9	*G. carpaticus*		
	G. markakulensis Gvosdev, 1950	G-III,2	
10	*G. cynocephalus*		
	Dactylogyrus cristatus Gussev, 1953	D-II,2	
11	*G. gobio*		
	Dactylogyrus cryptomeres Bychowsky, 1934 f. *tisae* Gussev, 1985	D-II,2	

Таблица 2 (*продолжение*)

№	Роды и виды пескарей и их моногенеи	Номер уровня и морфологической группы червей	Число видов червей разных родов и число морфологических групп червей на роде хозяина
	Dactylogyrus cryptomeres Bychowsky, 1934 f. *typica* Gussev, 1985	D-II,2	
	D. finitimus Gussev, 1966	D-II,4	
	Gyrodactylus gobiensis Glaser, 1974	G-II,1	
	G. gobii Shulman, 1953	G-II,1	
	G. katharineri Malmberg, 1964	G-I	
	G. markakulensis Gvosdev, 1950	G-III,2	
	Paradiplozoon homoion gracile (Reichenbach-Klinke, 1961)	P-I,2	
	P. h. homoion (Bychowsky et Nagibina, 1959)	P-I,1	
	P. zeller (Gyntovt, 1967)	P-I,1	
12	*G. lepidolaemus*		
	Dactylogyrus cryptomeres Bychowsky, 1934 f. *typica* Gussev, 1985	D-II,2	
	Gyrodactylus markakulensis Gvosdev, 1950	G-III,2	
13	*G. soldatovi*		
	Dactylogyrus cryptomeres Bychowsky, 1934 f. *amuricus* Gussev, 1985	D-II,1a	
V	Род *Hemibarbus*		
14	*Hemibarbus labeo*		D = 8; A = 8; P = 1; D-III,1,2; A-I,1,2,3; P-II
	D. hemibarbi Akhmerow, 1952	D-III,2	
	D. microtheloides Zhang, 1983	D-I,4b	
	D. rarus Gussev, 1955	D-III,1	
	D. rostrum Gussev, 1955	D-III,1	
	D. securiformis Gussev, 1955	D-III,2	
	D. spirocirrus Gussev, 1955	D-III,2	
	Ancyrocephalus (s. l.) *hemibarbi* Akhmerow, 1952	A-I,1	
	A. pavlovskyi Gussev, 1955	A-I,3	
	A. skrjabini Gussev, 1955	A-I,1	
	A. subaequalis Akhmerow, 1952	A-I,3	
	A. tonrenensis Yao et Wang, 1997	A-I,2	
	Sindiplozoon strelkowi (Nagibina, 1965)	P-II	
15	*H. macracanthus*		
	Ancyrocephalus (s. l.) *macrobusrarioides* Li et Zhang, 1988	A-I,3	
16	*H. maculatus*		
	Dactylogyrus grandicirrus Gussev, 1955	D-III,1	
	D. hemibarbi Akhmerow, 1952	D-III,2	
	D. oodeus Wu et al., 1983	D-III,2	
	D. rarus Gussev, 1955	D-III,1	
	D. rostrum Gussev, 1955	D-III,1	
	D. securiformis Gussev, 1955	D-III,2	
	D. spirocirrus Gussev, 1955	D-III,2	

Таблица 2 (*продолжение*)

№	Роды и виды пескарей и их моногенеи	Номер уровня и морфологической группы червей	Число видов червей разных родов и число морфологических групп червей на роде хозяина
	Ancyrocephalus (s. l.) *duplus* Yao et Wang, 1997	A-I,2	
	A. hemibarbi Akhmerow, 1952	A-I,1	
	A. pavlovskyi Gussev, 1955	A-I,3	
	A. qiantangensis Wu et al., 1989	A-I,3	
	A. subaequalis Akhmerow, 1952	A-I,3	
VI	Род *Microphysogobio*		
17	*Microphysogobio amurensis*		D = 2; D-V; VIII
	Dactylogyrus sparsus Gussev, 1955	D-VIII	
	D. gnathopogonis (Gussev, 1955) Yamaguti, 1963	D-V	
VII	Род *Paracanthobrama*		
18	*Paracanthobrama guichenoti*		D = 2; A = 1; D-I,3a, 4a; A-II,1
	D. hemiphysodes Zhang et Ji, 1981	D-I,3a	
	D. paracanthobrama Ling in Chen et al., 1973	D-I,4a	
	Ancyrocephalus (s. l.) *scorpioidalis* Zhang et Ji, 1979	A-II,1	
VIII	Род *Pseudogobio*		
19	*Pseudogobio vaillanti*		D = 1; D-II,5
	Dactylogyrus fluvialis Zhang et Ji, 1981	D-II,5	
IX	Род *Pseudorasbora*		
20	*Pseudorasbora parva*		D = 2 (B = 1); A = 1; D-II,7,XII; A-II,5
	Ancyrocephalus (s. l.) *pseudorasborae* Akhmerow, 1952	A-II,5′	
	Bivaginogyrus obscurus (Gussev, 1955) Gussev et Gerasev, 1986	B-I = D-XII	
	Dactylogyrus squameus Gussev, 1955	D-II,7	
X	Род *Romanogobio*		
21	*Romanogobio albipinnatus*		D = 1; G = 1; D-II,2; G-III,2
	D. cryptomeres Bychowsky, 1934 f. *typica* Gussev, 1985	D-II,2	
	(?) *D. finitimus* Gussev, 1966	D-II,4	
	Gyrodactylus markakulensis Gvosdev, 1950	G-III,2	
22	*R. tunuicorpus*		
	G. markakulensis Gvosdev, 1950	G-III,2	
XI	Род *Sarcocheilichthys*		
23	*Sarcocheilichthys kingsiensis*		D = 8; A = 2; D-I,2a; II,1b; IV,VI, IX, X, XI; A-II,2
	Dactylogyrus navicularis Gussev, 1955	D-IV	
24	*S. nigripinnus*		
	D. huhangensis Hu et al., 1986	D-IX	
	Ancyrocephalus (s. l.) *assimilis* Gussev, 1955	A-II,2	
25	*S. parvus*		
	Dactylogyrus callyciformis Tao et Long, 1983	D-XI	
	D. parvisarcocheilichthysi Tao et Long, 1983	D-I,2a	

Таблица 2 (*продолжение*)

№	Роды и виды пескарей и их моногенеи	Номер уровня и морфологической группы червей	Число видов червей разных родов и число морфологических групп червей на роде хозяина
26	*S. sinensis*		
	D. huhangensis Hu et al., 1986	D-IX	
	D. navicularis Gussev, 1955	D-IV	
	D. sarcockeilichthydis Wang et al., 1986	D-II,1b	
	Ancyrocephalus (s. l.) *hagchowensis* Wu, 1963	A-II,2	
27	*S. szerzkii*		
	Dactylogyrus laymanianus Gussev, 1955	D-II,1b	
	D. maximus Gussev, 1955	D-VI	
	D. navicularis Gussev, 1955	D-IV	
	D. singularis Gussev, 1955	D-X	
	Ancyrocephalus (s. l.) *assimilis* Gussev, 1955	A-II,2	
XII	Род *Saurogobio*		
28	*Saurogobio dabryi*		D = 11; D-I,1,4c,4d; II,1a,2,3,6; VII
	Dactylogyrus facetus Gussev, 1955	D-VII	
	D. gobionoium Gussev, 1955	D-II,3	
	D. guangxiensis Ling et Tao, 1982	D-I,4d	
	D. guizhouensis Long et Tao, 1982	D-I,4c	
	D. lebedevi Gerasev et Ermolenko, 1993	D-II,2	
	D. markewitschi Gussev, 1955	D-II,6	
	D. microdontoides Zhang et al., 1990	D-II,3	
	D. pseudogobii Akhmerow, 1952	D-II,3	
29	*S. gymnochielus*		
	D. ancyleus Wu et al., 1983	D-I,1	
	D. fistuliformis Wu et al., 1983	D-I,1	
	D. saurogobii (Wu et al., 1983) Gibson et al., 1996	D-II,1a	
XIII	Род *Squalidus*		
30	*Squalidus argentatus*		D = 3; A = 6; G = 1; D-V; A-II,3,4; G-III,1
	Ancyrocephalus (s. l.) *boyangensis* Wu et al., 1989	A-II,4	
	A. (s. l.) *jiangxinensis* Wu et al., 1989	A-II,4	
31	*Squalidus chankaensis*		
	D. clypeatus Gussev, 1955	D-V	
	D. gnaqthopogonis (Gussev, 1955) Yamaguti, 1963	D-V	
	(?) *D. trullaeformis* Gussev, 1955	D-IV	
	D. zachvatkini Gussev, 1955	D-V	
	Ancyrocephalus (s. l.) *hoffmani* Gussev, 1985	A-II,3	
	A. kamegaii Gussev, 1985	A-II,3	
	A. ogawai Gussev, 1985	A-II,3	
	A. polymorphus Gussev, 1955	A-II,3	
	Gyrodactylus gnathopogonis Ergens et Gussev, 1975	G-III,1	

Примечание. Знаком «?» отмечены виды моногеней, чье нахождение на данном хозяине, по нашему мнению и мнению Гусева (1985), сомнительно. * — под символами «D =; A =; G =; P =» подразумевается количество видов конкретного рода моногеней, встречающихся на данном роде хозяев; за символами «D-; A-; G-» следуют номера морфологических групп моногеней, обнаруженных на данном роде хозяина.

Из более чем 130 видов пескарей, относящихся примерно к 30 родам (Насека, 1998; Yang et al., 2006), зараженными моногенеями оказался 31 вид из 13 родов (табл. 2). Собрать достоверные полные данные о числе вскрытых видов пескарей на наличие у них моногеней или найти информацию об исследованных, но незараженных видах рыб (кроме скупого указания Гусева (1955) в сноске на не зараженность моногенеями *Ladislavia*), не представляется возможным в связи с ее отсутствием.

Распределение монофилетичных, морфологических групп моногеней по отдельным видам и родам пескарей также представлено в табл. 2. При этом на одних родах рыб (*Microphysogobio*, *Paracanthobrama*, *Pseudogobio*, *Pseudorasbora*) встречается максимум до 3 видов червей, тогда как на других (*Hemibarbus*) до 17. Кроме того, большинство видов дактилогирусов и анцироцефалюсов строго приурочены к одному, реже двум видам одного рода пескарей или двум родам хозяев, а гиродактилюсы и диплозоиды характерны для более широкого круга рыб.

Род **DACTYLOGYRUS** Diesing, 1850

По сочетанию морфологических признаков и функциональных особенностей диска дактилогирусы, включенные в анализ (табл. 3), были разделены на 13 эволюционных морфологических уровней организации, объединяющих 30 монофилетичных морфологических групп этих червей. Были использованы следующие признаки: 1) строение копулятивного органа (собственно трубка и ее поддерживающая часть); 2) морфология срединных крючьев (отростки, базальная часть, стержень, острие); 3) наличие или отсутствие дополнительной брюшной пластинки диска; 4) структура соединительной дорсальной и дополнительной вентральной пластинок диска; 5) особенности строения и относительные размеры краевых крючьев; 6) особенности прикрепления червей к жабрам. Некоторые уровни при одинаковом типе посадки червей на жабрах были объединены (D — VII—VIII; D — IX—XII). Другие, в связи с независимым и неоднократным формированием сходных черт (обычно при первичном отсутствии или реже редукции дополнительной вентральной пластинки; одинаковом типе криптомересного копулятивного органа, но разных особенностях прикрепительного диска и т. п.) разделены на несколько подуровней (например, D — I, 4 a, b, c, d).

Первый сборный уровень объединяет дактилогирусов без дополнительной вентральной пластинки диска. Эта структура у представителей рода *Dactylogyrus* формируется независимо в разных фаунах и морфологических группах, эволюционирует и в последующем может утрачивается (Герасев, 1991). У ряда групп (D — I, 1, 2 a, b) ее отсутствие благодаря простому строению копулятивного органа и срединных крючьев можно считать примитивным исходным состоянием. У большинства же других видов (уровни D — I, 3 a, b, 4 a, b, c, d) ее отсутствие, в связи со сложными морфотипами копулятивного органа и срединных крючьев, сходными или производными от морфотипов из более высокоорганизованных групп червей, где эта пластинка имеется, вероятно, нужно было бы считать вторичной утратой.[2] Однако у *D. para-*

---

[2] Подобная утрата пятилучевой дополнительной пластинки отмечена у *D. auriculatus* group spp. (Герасев, 1990а) и у дактилогирусов от барбин с Иберийского п-ова, которые стали прикрепляться сфирноидным защемлением (*D. ballistae* Visente, 1981 и *D. legionensis* Lanza et Pellitero, 1982). Однако в амуро-китайской фауне у дактилогирусов с пескарей при формировании у них сфирноидного прикрепления (*D. sparsus* Gussev, 1955; *D. facetus* Gussev, 1955) вентральная дополнительная пластинка не редуцируется.

Таблица 3

Описание морфологических уровней организации и морфологических групп представителей рода *Dactylogyrus*, включая *Bivaginogyrus obscurus*, и их распространение по родам пескарей

Table 3. Description of the levels of morphological organization and morphological groups characteristic for *Dactylogyrus* spp. and *Bivaginogyrus obscurus*, and their distribution by the genera of gudgeons

№ группы, виды червей и роды рыб	Копулятивный орган	Срединные крючья	Соединительные пластинки	Краевые крючья
Уровень организации D-I: дополнительная вентральная пластинка диска отсутствует				
D-I,1: *D. fistuliformis* Wu et al., 1983; *D. ancyleus* Wu et al., 1983; (*Saurogobio*)	Трубка слегка изогнута, средней длины; поддерживающая часть в виде простой скобки, не прикрепленной к трубке	Массивные	Спинная соединительная пластинка с глубоким вырезом по краям или с вырезом посредине	Мощные, по длине равны срединным
D-I,2a: *D. parvisarcocheilichthysi* Tao et Long, 1983; (*Sarcocheilichthys*)	Трубка короткая толстостенная, почти прямая; поддерживающая часть в виде пластинки	С неразвитыми отростками	Средних размеров, почти прямая	Средних или мелких размеров
D-I,2b: *D. colpodes* Wu et al., 1983; (*Gnathopogon*)	Трубка длинная, толстая; поддерживающая часть в виде огромного капюшона			
D-I,3a: *D. hemiphysodes* Zhang et Ji, 1981; (*Paracanthobrama*)	Трубка короткая, изогнутая, конусообразная; поддерживающая часть покрывает трубку в виде сферического чехла	Специализированного вида, без наружного отростка, мощные	Мощная, почти прямая	Мелкие
D-I,3b: *D. coreiusi* Ma et al., 1981; (*Goreius*)	Трубка прямая, широкая, короткая; поддерживающая часть в виде двойной рогульки	Мощные, с изогнутым стержнем и длинным острием	«V»- образная	Средней длины
D-I,4a: *D. paracanthobrama* Ling in Chen et al., 1973; (*Paracanthobrama*)	Трубка сильно изогнута, тонкая; поддерживающая часть тонкая, вытянута вдоль трубки	Отростки и базальная часть короткие, длинные стержень и острие	Длинная, с прогибом посредине	Длинные
D-I,4b: *D. microtheloides* Zhang, 1983; (*Hemibarbus*)	Широкая трубка имеет 2 изгиба; поддерживающая часть сложной формы, заканчивается когтем	Наружного отростка нет; стержень и острие образуют распрямленное лезвие	Короткая, сложной конфигурации	Мелкие, направленные на вентральную сторону диска

D-I,4c: *D. guizhouensis* Long et Tao, 1982; (*Saurogobio*)	Трубка с двойным изгибом; поддерживающая часть обхватывает трубку посредине, раздвоена на конце, имеет отросток	Наружный отросток короткий, стержень отходит под углом к основной части крючка	Короткая	Относительно мелкие, направленные навстречу острию срединных
D-I,4d: *D. guangxiensis* Ling et Tao, 1982; (*Saurogobio*)	Трубка короткая, изогнутая, с «рукояткой»; поддерживающая часть облегает трубку сверху и имеет коготь внутри изгиба трубки (орган криптомересного типа)	Массивные, коренастые, с длинным острием	Длинная, изогнутая посредине	Массивные, длиннее срединных

Уровень организации D-II: копулятивный орган криптомересного типа; имеется брюшная дополнительная пластинка диска

D-II,1a: *D. cryptomeres* Bychowsky, 1934 f. *amuricus* Gussev, 1985; *D. gobii* Gvozdev, 1950; *D. saurogobii* (Wu et al., 1983) Gibson et al., 1996; (*Gobio*, *Saurogobio*)	Трубка средней длины, изогнутая, часто с массивной «рукояткой»; поддерживающая часть в виде неровного по краю чехла, покрывающего трубку сверху; с когтем, начинающимся внутри изгиба трубки и направленным кнаружи от изгиба трубки	Отростки короткие и равные; стержень длинный; острие короткое	Обе пластинки чаще прямые, равной длины	Среднего размера, обычно равной длины
D-II,1b: *D. laymanianus* Gussev, 1955; *D. sarcocheilichthydis* Wang et al., 1986; (*Sarcocheilichthys*)	Трубка короткая, широкая; поддерживающая часть покрывает трубку сверху, коготь (см. D-II,1a) имеется	Отростки короткие и равные; стержень очень длинный	Вентральная пластинка «V»-образная	Средней длины; I—II пары меньшей длины
D-II,2: *D. cryptomeres* Bychowsky, 1934 f. *typica* Gussev, 1985; *D. cryptomeres* Bychowsky, 1934 f. *tisae* Gussev, 1985; *D. cristatus* Gussev, 1953; *D. lebedevi* Gerasev et Ermolenko, 1993; (*Gobio*, *Romanogobio*, *Saurogobio*)	Типичного криптомересного типа иногда с отростком поддерживающей части	Отростки короткие и равные; стержень длинный; острие короткое	Спинная пластинка прямая; брюшная изогнутая с утолщением посредине	Чаще длинные, чем средней длины

Таблица 3 (*продолжение*)

№ группы, виды червей и роды рыб	Копулятивный орган	Срединные крючья	Соединительные пластинки	Краевые крючья
D-II,3: *D. gobionoium* Gussev, 1955; *D. pseudogobii* Akhmerow, 1952; *D. microdontoides* Zhang et al., 1990; (*Abbottina*; *Saurogobio*)	Типичного криптомересного типа	Внутренний отросток больше наружного, форма крючка близка к классическому вундерному типу	Брюшная пластинка с прогибом посредине	Среднего размера
D-II,4: *D. finitimus* Gussev, 1966; (*Gobio, Romanogibio*)			Спинная пластинка в расширенной средней части с пальцевидными отростками неправильной формы	
D-II,5: *D. fluvialis* Zhang et Ji, 1981; (*Pseudogobio*)	Трубка с длинной рукояткой	То же	Спинная дополнительная пластинка треугольной формы	
D-II,6: *D. markewitschi* Gussev, 1955; (*Abbottina*; *Saurogobio*)	Типичного криптомересного типа	» »	Дополнительная пластинка в виде щита крестообразной формы	По длине соизмеримы со срединными
D-II,7: *D. squameus* Gussev, 1955; (*Pseudorasbora*)		Наружный отросток скошен, острие изломано	Дополнительная пластинка тонкая, длинная «V»-образная	I—II пары наименьшие, III пара максимального размера
Уровень организации D-III: срединные крючья с длинным острием, дополнительная пластинка с изгибом посредине, поддерживающая часть копуляривного органа сложно организована и иногда не соединена с началом трубки				
D-III,1: *D. grandicirrus* Gussev, 1955; *D. rostrum* Gussev, 1955; *D. rarus* Gussev, 1955; (*Hemibarbus*)	Трубка короткая или средней длины, обычно тонкая; конечный отдел поддерживающей части сложной, причудливой формы (молоткообразная)	Вундерного типа с длинным острием	Спинная расширена на концах; брюшная с прогибом посредине	Средних размеров или длинные

D-III,2: *D. spirocirrus* Gussev, 1955; *D. oodeus* Wu et al., 1983; *D. securiformis* Gussev, 1955; *D. hemibarbi* Akhmerow, 1952; (*Hemibarbus*)	Трубка обычно длинная, тонкая, чаще закрученная, чем изогнутая; поддерживающая часть в виде полукруглого чехла	Наружный отросток короткий, внутренний длинный; крючья изящные с длинным острием	Длинные, слегка изогнутые	Средней длины или очень длинные

Уровень организации D-IV: трубка копулятивного органа короткая; поддерживающая часть в виде чехла; срединные крючья удлиненные

D-IV: *D. trullaeformis* Gussev, 1955; *D. navicularis* Gussev, 1955; *D. imberbis* Wu et al., 1983; (*Gnathopogon*, *Sarcocheilichthys*)	Трубка короткая, изогнутая, широкая; поддерживающая часть в виде полукруглого чехла, напоминает капюшон	Длинные, с коротким наружным отростком, с длинными стержнем и острием	Длинные, слегка изогнутые	Средней длины или очень длинные

Уровень организации D-V: имеется полуредуцированная «Т»-образная дополнительная пластинка; копулятивный орган сложного криптомересного типа

D-V: *D. clypeatus* Gussev, 1955; *D. gnathopogonis* (Gussev, 1955) Yamaguti, 1963; *D. zachvatkini* Gussev, 1955; (*Squalius*, *Microphysogobio*)	Трубка короткая, слегка изогнутая с начальным расширением и передним отростком; поддерживающая часть сложной или упрощенной конфигурации	Изящные, тонкие, с длинными внутренним тростком, стержнем и острием	Соединительная спинная прямая почти без прогиба с расширением на концах; брюшная «Т»-образная с полуредуцированным задним отростком	Средней длины или длинные

Уровень организации D-VI: прикрепительный диск разделен на 2 отдела; копулятивный орган редуцированного криптомересного типа

D-VI: *D. maximus* Gussev, 1955; *D. salutaris* Wu et Wang, 1983; (*Gnathopogon*, *Sarcocheilichthys*)	Трубка широкая, длинная сильно изогнутая; поддерживающая часть сильно упрощена — в виде рогульки или ленты	Мощные, массивные, отростки загнуты во внутрь, лезвие изломано; диск подразделен на 2 части; в задней находятся только срединные крючья	Спинная массивная с боковыми суставными мыщелками и полукруглым задним отростком. Возможно, имеется брюшная пластинка в передней части диска	Небольшого размера

Таблица 3 (*продолжение*)

№ группы, виды червей и роды рыб	Копулятивный орган	Срединные крючья	Соединительные пластинки	Краевые крючья
Уровень организации D-VII-VIII: специализированные посадка на жабрах рыб сфирноидным или анхоратусным защемлением				
D-VII: *D. facetus* Gussev, 1955; (*Abbottina*, *Saurogobio*)	Криптомересного типа	Наружного отростка нет, внутренний — под прямым углом к базе крючка; посадка или сфирноидным или анхоратусным защемлением	Брюшная пластинка ∩-образная	Средней длины
D-VIII: *D. sparsus* Gussev, 1955; (*Microphysogobio*)	Трубка тонкая, дважды изогнутая с огромным начальным расширением; поддерживающая часть тонкая изящная, производная от криптомересного типа	Гипертрофированный внутренний отросток направлен пареллельно острию, наружный редуцирован; крючья сфирноидного типа	Спинная массивная с боковыми отростками; вентральная тонкая с утолщением посредине	Одна пара гипертрофированного размера, остальные — мелкие
Уровень организации D-IX-XII: специализированные посадки обхватом жаберного лепестка				
D-IX: *D. huhangensis* Hu et al., 1986; (*Sarcocheilichthys*)	Трубка широкая, короткая, слегка изогнутая; поддерживающая часть в виде чехла, полуобертывающего трубку	Наружный отросток редуцирован, острие длинное; крючья направлены навстречу друг другу — прикрепление обхватом	Дорсальная пластинка очень длинная, тонкая; брюшная не описана	Средних размеров, возможно, короткая рукоятка подвижно сочленена со стержнем крючка
D-X: *D. singularis* Gussev, 1955: (*Sarcocheilichthys*)	Упрощенного криптомересного типа	Очень мелкие, без наружного отростка, с длинным острием; посадка обхватом	Спинная очень длинная, изогнутая; брюшная не обнаружена	Относительно срединных — крупные, но без рукояток, личиночного типа
D-XI: *D. callyciformis* Tao et Long, 1983; (*Sarcocheilichthys*)	Трубка конусообразная; поддерживающая часть упрощенного криптомересного типа	Отростки хорошо выражены, острие длинное; посадка обхватом	Дорсальная пластинка очень длинная, тонкая; брюшная не описана	Среднего размера, без рукояток — личиночного типа

D-XII = B-I: *Bivaginogyrus oscurus* (Gussev, 1955) Gussev et Gerasev, 1986; (*Pseudorasbora*)	Трубка тонка, изогнутая; поддерживающая часть в виде капюшона	Без отростков; посадка обхватом	Спинная длинна, тонкая; брюшная очень длинная, извитая	Средней длины или длинные

Уровень организации D-XIII: специализированные или примитивные срединные крючья; полуредуцированная «Т»-образная вентральная дополнительная пластинка; сложный тип криптомересного копулятивного органа

D-XIII,1: *Dactylogyrus chenijagengi* Zhang, 1990 in Zhang et al., 1990; (*Gnathopogon*)	Сложного криптомересного типа, характерного для червей с культриниевых рыб	Мощный наружный отросток, короткие база и стержень, длинное острие	Спинная длинная с прогибом; вентральная прямая, возможно, редуцированная «Т»-образная	Длинные соизмеримые со срединными
D-XIII,2: *D. pandus* Wu et Wang, 1983; (*Gnathopogon*)	Трубка тонкая, длинная, изогнутая; поддерживающая часть производная от криптомересного типа	Отростки равные и маленькие, короткая база, длинные стержень и острие	Спинная длинная, брюшная «Т»-образная с коротким задним отростком	Средней длины

canthobrama (D — I, 4,a) и *D. guangxiensis* (D — I, 4, d) имеет место мощное развитие краевых крючьев, превышающих по длине срединные, что позволяет не укреплять вентральную сторону диска дополнительной пластинкой. У *D. microtheloides* (D — I, 4, b) все краевые крючья выступают антагонистами срединных и направлены на вентральную сторону диска, а у *D. guizhouensis* (D — I, 4, c) бо́льшая часть краевых направлена навстречу острим срединных крючьям (посадка на жабрах способом защемления). Т. е. в этих трех примерах необходимости в формировании дополнительной вентральной пластинки, вероятно, и не возникало. И только у *D. hemiphysodes* (D — I, 3 a) можно предполагать редукцию этого образования. Для *D. coreiusi* (D — I, 3 b) этот вопрос остается открытым.

Уровни II—IV; VI и т. д., весьма вероятно, являются производными от групп червей (D — I, 1, 2 a, b) первого уровня.

Уровни VII—VIII характеризуются морфологией срединных крючьев с гипертрофированно развитым внутренним отростком и связаны с редкой сфирноидной (или анхоратусной) посадкой защемлением, когда навстречу срединным в жаберный лепесток вонзаются краевые крючья (Гусев, 1985; Герасев, 1990б).

Группы D — IX—XII включают червей, прикрепляющихся оригинальным способом обхвата, при котором срединные крючья направлены навстречу друг другу (Гусев, 1985; Герасев, 1990б). Здесь же заметим, что из огромного числа видов рода *Dactylogyrus* (около 900 видов) большинство групп моногеней, закрепляющихся обхватом, получили родовой статус, например *Dogielius* Bychowsky, 1933. При этом только в случае *Bivaginogyrus obscurus* (Gussev, 1955) Gussev et Gerasev, 1986 (уровень D — XII), получившего родовой статус за наличие двух вагин и закрепление обхватом, в диске имеется длинная изогнутая вентральная, дополнительная пластинка.

Дактилогирусы ряда групп, паразитирующие на пескарях, перешли на них с других рыб (группа D — V с Cultrinae, Xenocyprininae и т. д.; а группа D — XIII по морфологии копулятивного органа близка к червям с Hypophthalmichthinae).

С другой стороны, как уже подчеркивалось (Герасев, Ермоленко, 1993), дактилогирусы с пескарей по типу копулятивного органа («про-криптомересного») являются исходной группой для подавляющего большинства амуро-китайских дактилогирид.

Из табл. 2 и 3 видно, что: 1) мономорфные, монофилетичные группы дактилогирусов обычно строго приурочены к 1, реже 2—3 родам пескарей; 2) на одном роде хозяев может паразитировать несколько различных морфологических групп дактилогирусов; 3) если черви одной группы поражают несколько родов пескарей, то последние всегда относятся к одной трибе (по: Насека, 1998) или одной «группе родов» (по: Yang et al., 2006).

Анализ табл. 2 и 3 показывает, что одни роды пескарей несут на себе в большем числе виды дактилогирусов, относимые к низшим уровням организации. Так, например, на *Saurogobio* обнаружено 8 морфологических групп этих червей, из которых 3 относятся к первому уровню (D — I, 1, 4c, 4d), 4 ко второму (D — II, 1, 2, 3, 6) и только 1 к D — VII. При этом на двух видах этого рода отмечено 11 видов дактилогирусов.

А другие роды хозяев имеют редкие, малочисленные, но высокоспециализированные группы червей. Например, из 7 групп, обитающих на *Sarcocheilichthys*, только 1 относится к уровню D — I, 1 к D — II, а остальные являются группами уровней D — IV, VI, IX, X, XI. При этом на 5 видах этого рода обнаружено немного, только 8 видов дактилогирусов.

На других родах паразитируют моногенеи как из примитивных, так и из морфологически продвинутых групп.

На представителях рода *Hemibarbus* паразитируют оригинальные, морфологически обособленные группы червей (D — III, 1, 2), объединяющие 8 видов моногеней, которые строго приурочены к этому роду и этот уровень организации не встречается на других родах трибы Gobionini или на других «группах родов» пескарях. По молекулярным данным (Yang et al., 2006) *Hemibarbus* «group» формирует первый паттерн на кладограмме подсемейства пескарей, а по мнению ведущих специалистов по морфологии и систематике этих рыб (Banarescu, 1992), эти моногенеи являются для пескарей анцестральной группой.

Род **ANCYROCEPHALUS** (s. l.) Creplin, 1839

Систематика пресноводных анцироцефалид до настоящего времени не разработана и весьма запутанна. Еще Быховским и Нагибиной (1978) были приведены примеры 2—3-кратных переносов отдельных видов анцироцефалид из рода в род. И позже, например, в одном и том же ключе «Определителя...» (Гусев, 1985) вперемешку определяются виды, относимые к разным родам (*Ancyrocephalus* s. l. и *Cleidodiscus*). В то же время представители рода *Ancyrocephalus* s. l., встречающиеся в пресных водах Евразии, при применении морфологических критериев, уже использованных для дактилогирид (Герасев, 1990, а, б, 1991, и др.), по нашему мнению, могут быть разделены на следующие неравноценные группы: 1) 3 вида с судака, окуня и берша (типовой вид *A.* (s. l.) *paradoxus* Creplin, 1839); 2) 5 видов, характеризующиеся отсутствием соединения между поддерживающей частью копулятивного органа и началом его трубки, с систематически неродственных хозяев (типовой вид *A.* (s. l.) *mogurndae* (Yamagiti, 1940) и др.); 3) по крайней мере 9 видов исключительно с вьюновых (Cobitidae) (типовой вид *A.* (s. l.) *cruciatus* (Wedl, 1857) и др.); 4) 18 видов (табл. 1), паразитирующих на пескарях.

По особенностям строения копулятивного органа и структур прикрепительного диска анцироцефалюсы с пескарей подразделяются на 2 уровня организации (табл. 4). Характерно, что группы 1-го уровня (A — I, 1—3), объединяющие 8 видов, паразитируют исключительно на представителях рода *Hemibarbus*, относящегося (Насека, 1998) к трибе Gobionini, или занимающего анцестральное (Banarescu, 1992) и обособленное положение (Yang et al., 2006) среди пескарей. А каждая из пяти групп 2-го уровня (A — II, 1—5) обитает на четырех других, разных родах пескарей, 2 из которых относятся к трибе Gobionini (*Paracanthobrama* и *Squalidus*), а 2 другие к трибе Sarcocheilichthyini (*Sarcocheilichthys* и *Pseudorasbora*). Или, если учитывать молекулярные данные, к двум группам родов: *Squalidus* из *Hemibarbus* «group», а *Paracanthobrama*, *Sarcocheilichthys* и *Pseudorasbora* из *Sarcocheilichthys* «group». Любопытно, что на *Squalidus*, так же как и *Hemibarbus*, относящегося к *Hemibarbus* «group», паразитируют 6 видов, относящихся к двум группам уровня A — II. Таким образом, на *Hemibarbus* «group» обнаружено 14 из 18 видов анцироцефалюсов, паразитирующих на пескарях.

По мнению Гусева (персональное сообщение), *Ancyrocephalus* (s. l.) *qiantangensis* Wu et al., 1989 (группа A — I, 3), весьма вероятно, является младшим синонимом *A.* (s. l.) *pavlovskyi* Gussev, 1955. Это же предположение можно высказать и по поводу валидности *A.* (s. l.) *macrobusrarioides* Li et

Таблица 4

Описание морфологических уровней организации и морфологических групп представителей рода *Ancyrocephalus* (s. l.) и их распространение по родам пескарей

Table 4. Description of the levels of morphological organization and morphological groups characteristic for *Ancyrocephalus* s. l., and their distribution by the genera of gudgeons

№ группы, виды червей и роды рыб	Копулятивный орган	Срединные крючья	Соединительные пластинки	Краевые крючья
Уровень организации А-I: вентральная пластинка с отростком; 5 или 6 пар краевых крючьев хорошо развиты и имеют рукоятку; хорошо выражены морфологические ряды увеличения длины трубки копулятивного органа и отростков у срединных крючьев				
A-I,1: *A. hemibarbi* Akhmerow, 1952; *A. skrjabini* Gussev, 1955; (*Hemibarbus*)	Трубка короткая, толстостенная, почти прямая или слегка изогнутая; поддерживающая часть массивная, пальцеобразная	Спинные крючья со слабо выраженным наружным отростком; обе пары имеют длинный стержень и короткое лезвие	Вентральная пластинка с центральным передним отростком в виде чашки с наружным гребенчатым краем; спинная «V»-образной формы	6 пар мощно развиты и имеют рукоятку; одна (II) пара меньшего размера, личиночного типа
A-I,2: *A. duplus* Yao et Wang, 1997; *A. tonrenensis* Yao et Wang, 1997; (*Hemibarbus*)	Трубка средней длины, изогнута; поддерживающая часть в виде когтя			
A-I,3: *A. subaequalis* Akhmerow, 1952; *A. pavlovskyi* Gussev, 1955; *A. macrobusrarioides* Li et Zhang, 1988; *A. qiantangensis* Wu et al., 1989; (*Hemibarbus*)	Трубка тонкая, очень длинная; поддерживающая часть обычно длинная, в одном случае — короткая	Чаще с хорошо выраженными отростками у обеих пар		5 пар имеют рукоятку, мощно развиты; 2 пары (I и II) личиночного типа
Уровень организации А-II: краевые крючья почти всегда личиночного типа; трубка копулятивного органа обычно средней длины; пластинки диска без отростка				
A-II,1: *A. scorpioidalis* Zhang et Ji, 1979; (*Paracanthobrama*)	Трубка слегка изогнута, широкая, толстостенная, средней длины; поддерживающая часть прямая с раздвоенным концом	Брюшные и спинные пары крючьев резко различаются по ширине базальной части	Одна пластинка «V»-образная, другая прямая	Не описаны, но, очевидно, личиночного типа

A-II,2: *A. assimilis* Gussev, 1955; *A. hagchowensis* Wu, 1963; (*Sarcocheilichthys*)	Трубка слегка изогнута, широкая, толстостенная, средней длины с расширением начальной части; поддерживающая часть раздвоена на конце, корявой формы	Брюшные с широкой базальной частью без наружного отростка, их стержень и острие образуют распрямленное лезвие. Спинные — вундерного типа		Все личиночного типа
A-II,3: *A. hoffmani* Gussev, 1985; *A. ogawai* Gussev, 1985; *A. kamegaii* Gussev, 1985; *A. polymorphus* Gussev, 1955; (*Squalidus)*	Трубка слегка изогнута, средней длины с расширенным началом; поддерживающая часть раздвоена на конце с мощным отростком, направленным к началу трубки	Особенности строения крючьев меняются от вида к виду	Особенности строения пластинок меняются от вида к виду	
A-II,4: *A. jiangxinensis* Wu et al., 1989; *A. boyangensis* Wu et al., 1989; (*Squalidus)*	Трубка средней длины, прямая или слегка изогнутая; поддерживающая часть с мощным отростком, направленным к началу трубки	У первого вида крючья с распрямленным лезвием; у второго — с широкой базальной частью	Одна пластинка «V»-образная, другая прямая	5 пар с короткими рукоятками; I и II пары личиночного типа
A-II,5; *A. pseudorasborae* Akhmerow, 1952; (*Pseudorasbora*)	Начало трубки округлое с опорным выростом, длинная тонкая трубка делает петлю; поддерживающая часть на конце раздвоена	Брюшные крючья с широкой базальной частью; спинные — с узкой; у обеих пар распрямленные лезвия		Все личиночного типа

Zhang, 1988 — единственного представителя анцироцефалид на *Hemibarbus macracanthus*, который также, по-видимому, является младшим синонимом *Ancyrocephalus* (s. l.) *pavlovskyi* Gussev, 1955.

Потомки представителей хемибарбусной надгруппы анцироцелафалисов (А — I) дважды (видоизменившись) перешли на *Tor brevifilis*. В первом случае сформировался *Ancyrocephalus* (s. l.) *pengshuiensis* Yao et Wang, 1997, близкий к *A.* (s. l.) *tonrenensis* Yao et Wang, 1997 из группы А — I, 2. А во втором на этом же виде хозяев возник *A.* (s. l.) *brefifilis* Yao et Wang, 1997, производный от *A.* (s. l.) *pavlovskyi* Gussev, 1955 из группы А — I, 3.

В то же время паразитирование на амурском чебачке (*Pseudorasbora parva* из трибы Sarcocheilichthyini) *Ancyrocephalus* (s. l.) *pseudorasborae* Akhmerow, 1952 (группа А — II, 5) нужно рассматривать как появление на этом виде рыб моногенеи, производной от анцироцефалид, широко представленных на вьюновых (Cobitidae). На этих рыбах обитает, например, *A.* (s. l.) *parabotia* Yao et Wang, 1987, весьма близкий к *A.* (s. l.) *pseudorasborae* Akhmerow, 1952.

С нашей точки зрения, более предпочтительным допущением является предположение о том, что один вид, производный от группы широко распространенной на вьюнах (9 видов), перешел на пескарей, чем мнение о том, что от этого вида с чебачка произошли многочисленные виды анцироцефалюсов, поражающие вьюнов. Правомерность этого вывода подтверждают морфологические черты этих моногеней. У представителей уровня А — II, групп № 1—4 имеются 2 параллельных морфологических ряда: 1) усложнения поддерживающей части копулятивного органа; 2) формирования коротких рукояток краевых крючьев (А — II, 4), которые у других моногеней этого рода обычно личиночного, эмбрионального типа. *A.* (s. l.) *pseudorasborae* имеет другой тип копулятивного органа (длинная тонкая трубка, образующая петлю, что характерно для анцироцефалид с вьюнов), который не выводится из типа копулятивного органа группы А — II, 4, и все краевые крючья еще личиночного типа, что уже не характерно для червей группы А — II, 4, где они приобрели рукоятки.

2 уровня организации анцироцефалид с пескарей представляют собой 2 разных направления эволюции этих червей, не сводимых к одному исходному, простому типу организации. При этом мономорфная группа анцироцефалюсов с *Hemibarbus* представляется более высокоорганизованной (специализированный отросток вентральной пластинки, краевые крючья с рукоятками, длинная трубка копулятивного органа), чем черви с других 3 родов пескарей (без учета анцироцифалиды, перешедшей с вьюнов на амурского чебачка).

Род GYRODACTYLUS Nordmann, 1832

Из 6 видов рода *Gyrodactylus* Nordmann, 1832 3 паразитируют на разных частях тела в основном представителей родов *Gobio* и *Romanogobio*. 2 вида — *Gyrodactylus gobioninum* Gussev, 1955 и *G. gnathopogonis* Ergens et Gussev, 1975 обитают соответственно на плавниках *Abbottina rivularis* и *Squalidus chankaensis* (табл. 1, 2), а *Gyrodactylus katharineri* Malmberg, 1964 является паразитом очень широкого круга рыб.

Для разделения гиродактилюсов на морфологические группы использована морфология прикрепительных структур диска и особенности строения краевого крючка.

Показательно, что в отличие от большинства дактилогирусов и большей части анципроцефалюсов, гиродактилюсы пескарей не представляют собой оригинальной монофилетичной, естественной группы, а все они являются видами, производными от тех или иных морфологических групп гиродактилюсов, паразитирующих на других, систематически далеких, но экологически сходных с пескарями видах рыб.

Gyrodactylus gobiensis Glaser, 1974 с *Gobio gobio* по морфологии структур прикрепительного диска родствен и, весьма вероятно, ведет свое происхождение от червей с девятииглой колюшки (например, от *Gyrodactylus pungitii* Malmberg, 1964).

Gyrodactylus gobii Shulman, 1953 с *Gobio gobio* близок к широко распространенному *Gyrodactylus gasterostei* Glaser, 1974, паразитирующему на обеих колюшках, окуне, плотве, густере, голавле и других рыбах.

Gyrodactylus gobioninum Gussev, 1955 с *Abbotina rivularis* очевидно родствен гиродактилюсам с горчаков (например, *Gyrodactylus acanthorhodei* Ergens et Yukhimenko, 1975).

Gyrodactylus gnathopogonis Ergens et Gussev, 1975 с *Squalidus chankaensis* и *Gyrodactylus markakulensis* Gvosdev, 1950 с *Gobio* spp. и *Romanogobio* spp. близки и, очевидно, ведут свое происхождение от червей, обитающих на гольцах и щиповках (например, *Gyrodactylus menschikowi* Gvosdev, 1950, *G. latus* Bychowsky, 1933 и др.).

А *Gyrodactylus katharineri* Malmberg, 1964, кроме обыкновенного пескаря, был обнаружен на *Cyprininae* s. s., барбусах, уклейке, красноперке и многих других видах рыб.

В связи с вышесказанным, номера уровней организации морфологии гиродактилид с пескарей отражают не более чем уровень особенностей или сложности тех морфологических групп этих червей, которым они родственны и от которых, весьма вероятно, они и произошли.

Сем. DIPLOZOIDAE Palombi, 1949

Считалось, что из диплозоид только подвид *Paradiplozoon homoion gracile* (Reichenbach-Klinke, 1961) является паразитом исключительно *Gobio gobio* (Хотеновский, 1985а). Однако в этом же году для этого же паразита этим же автором (Хотеновский, 1985б) был указан более широкий круг хозяев (*Chondrostoma*, *Phoxinus*, *Barbus*, *Telestes*) с наиболее частой его встречаемостью на *Gobio gobio.* В дальнейшем (Le Brun et al., 1988) для *Paradiplozoon gracile* в качестве хозяев были приведены *Gobio*, *Barbus*, *Phoxinus*, *Telestes.* И наконец, этот вид диплозоид был признан sp. inquirenda (Matejusova et al., 2002).

Два других представителя (табл. 1, 2) этого обширного рода диплозоид — *Paradiplozoon homoion homoion* (Bychowsky et Nagibina, 1959) и *P. zeller* (Gyntovt, 1967) — поражают десятки видов пресноводных рыб (Хотеновский, 1985а, б; Matejusova et al., 2002).

Паразитирование *Sindiplozoon strelkowi* (Nagibina, 1965) на белом амуре (*Ctenopharyngodon idella*) и *Hemibarbus labeo* (Хотеновский, 1985а, б) пока не может быть интерпретировано однозначно в пользу изначальности обитания этого вида моногеней на каком-либо из этих видов хозяев.

Представители рода *Sindiplozoon* обладают сложно устроенным паренхиматозно-мышечным расширением перед прикрепительным диском, которое можно рассматривать как усложнение этой части тела, приспособленной для лучшего закрепления червя. Поэтому этому роду был присвоен более высокий уровень организации, чем представителям рода *Paradiplozoon* (табл. 1, 2). Группировка парадиплозоонов также основана на строении органов прикрепления.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенная группировка моногеней с пескарей на эволюционные морфологические уровни организации и монофилетичные морфологические группы показала сложное и оригинальное распределение этих групп по видам, родам, трибам или группам родов пескарей. Выделенные уровни организации, морфологические группы и их морфологические ряды нуждаются в сравнении с систематикой и эволюцией пескарей, что и будет проведено в следующей публикации.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает свою признательность Российскому фонду фундаментальных исследований за финансовую поддержку этого исследования (грант № 04-04-49785).

Список литературы

Быховский Б. Е., Нагибина Л. Ф. 1978. К ревизии Ancyrocephalinae Bychowsky, 1937 (Monogeneidea). Паразитол. сб. Л.: Наука, 28: 5—15.

Герасев П. И. 1990а. Принципы ревизии рода *Dactylogyrus*. Зоол. журн. 69 (7): 17—24.

Герасев П. И. 1990б. Систематическое значение способа и места прикрепления дактилогирид (Monogenea). Паразитология. 24 (5): 361—368.

Герасев П. И. 1991. Типы дополнительной пластинки дактилогирусов (Monogenea), ее функциональное и систематическое значение. Паразитология. 25 (3): 219—227.

Герасев П. И., Ермоленко А. В. 1993. Фауна моногеней (Monogenea) с пескарей (Gobioninae). Паразитология. 27 (3): 405—414.

Гусев А. В. 1955. Моногенетические сосальщики рыб системы реки Амур. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 19: 171—398.

Гусев А. В. 1985. Отряд Dactylogyridea. Определитель пресноводных рыб фауны СССР / Под ред. О. Н. Бауера. Л.: Наука. 2: 15—251.

Крыжановский С. Г. 1947. Система семейства карповых рыб (Cyprinidae). Зоол. журн. 26 (1): 52—64.

Насека А. М. 1998. Сравнительно-морфологические основы системы карповых рыб подсемейства пескаревых (Gobioninae, Cyprinidae) мировой фауны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 18 с.

Таранец А. Я. 1938. К вопросу о родственных отношениях и происхождении пескарей бассейна реки Амура. Зоол. журн. 17 (3): 453—472.

Хотеновский И. А. 1985а. Подотряд Discocotylinea Bychowsky, 1957. Определитель пресноводных рыб фауны СССР / Под ред. О. Н. Бауера. Л.: Наука. 2: 354—388.

Хотеновский И. А. 1985б. Подотряд Octomacrinea Khotenovsky. Л.: Наука. 236 с. (Фауна СССР; новая серия № 132; Моногенеи).

Banarescu P. 1992. A critical update checklist of Gobioninae (Pisces, Cyprinidae). Travaux Du Museum D'histoire Naturelle «Grigore Antipa». 32: 303—330.

Le Brun N., Renaud F., Lambert A. 1988.The genus *Diplozoon* (Monogenea, Polyopisthocotylea) in southern France : speciation and specificity. Inter. Journ. Parasitol. (18): 395—400.

Gibson D. I., Timofeeva T. A., Gerasev P. I. 1996. A catalogue of the nominal species of the monogenean genus *Dactylogyrus* Diesing, 1850 and their host genera. System. Parasitol. 35: 3—48.

Matejusova I., Koubkova B., Gelnar M., Cunningham C. O. 2002. *Paradiplozoon homoion* Bychowsky et Nagibina, 1959 versus *P. gracile* Reichenbach-Klinke, 1961 (Monogenea): two species or phenotypic plasticity? System. Parasitol. 53: 39—47.

Yang J., He S., Freyhof J., Witte R., Liu H. 2006. The phylogenetic relationships of the Gobioninae (Teleostei: Cyprinidae) inferred from mitochondrial cytochrome *b* gene sequences. Hydrobiologia. 553: 255—266.

FAUNA OF MONOGENEANS (MONOGENEA, PLATYHELMINTHES) OF GUDGEONS (GOBIONINAE, CYPRINIDAE). 1. COMPOSITION, STRUCTURE, AND CHARACTERISTICS OF DISTRIBUTION

P. I. Gerasev

Key words: Monogenea, fauna, fish parasites, gudgeon, *Dactylogyrus*, *Ancyrocephalus*, *Gyrodactylus*.

SUMMARY

Monogeneans parasitize 31 gudgeon species of 130, and 13 gudgeon genera of 30 known. Monogenea from gudgeon comprise 48 species of the genus *Dactylogyrus*, 1 *Bivaginogyrus* (Dactylogyridae), 18 *Ancyrocephalus* s. l. (Ancyrocephalidae), 6 *Gyrodactylus* (Gyrodactylidae), 3 *Paradiplozoon*, and 1 species of the genus *Sindiplozoon* (Diplozoidae). The following characters were used in the morphological analysis: 1) structure of the copulatory organ, 2) morphology of the anchors, marginal hooks and bars, 3) characteristic of attachment on gills. Among the *Dactylogyrus* species parasitizing gudgeon, 30 monophyletic species groups and 13 levels of morphological organization were established. The first level comprises dactylogyrids without the additional ventral bar of haptor. It includes species with the copulatory organ of pro-cryptomeres type. This type is ancestral for dactylogyrids of the Amur/China fauna. Levels II—IV; VI, etc. are derivates of level I. Levels VII—VIII can be characterized by the jamming type of attachment characteristic for *Dactylogyrus sphyrna* or *D. anchoratus*, when marginal hooks penetrate gill filaments towards the anchors. Levels IX—XII include species with the attachment by clasping, when the anchors directed towards each other. Some species groups of *Dactylogyrus* (V, XIII) switched onto gudgeons from other fishes (Cultrinae, Xenocyprininae, Hypophthalmichthinae). Species of the genus *Ancyrocephalus* s. l. form two levels of morphological organization and 8 monophyletic groups. Repeated switches of ancyrocephalids from freshwater gobies to gudgeons and their switches from gudgeons to other fishes were shown. Species of the genus *Hemibarbus* serve as hosts for morphologically peculiar species groups of *Dactylogyrus* and *Ancyrocephalus* s. l. We can conclude that gyrodactylids from gudgeons do not form a natural monophyletic group. This parasite fauna originated as a result of multiple switches from phylogenetically distant but ecologically similar hosts, for example sticklebacks, bitterlings, chars, spined loaches, etc. Species of the family Diplozoidae parasitizing gudgeons may invade also many species from other fish taxa.